

NUEVOS ZYGOPTERA Y ANISOPTERA (INSECTA: ODONATA) EN EL CRETACICO INFERIOR DE ESPAÑA

A. Nel * y X. Martínez-Delclòs **

RESUMEN

El estudio de nuevos insectos cretácicos hallados en los yacimientos de calizas litográficas españolas ha dado como resultado el reconocimiento de tres nuevas formas de odonatos (Insecta, Odonata). Se han encontrado larvas de Zygoptera del género-tipo *Samarura*, ya reconocidas en otros yacimientos mundiales, y larvas de anisópteros Libelluloidea en los yacimientos mesozoicos españoles. Se describe *Hoyaeshna cretácica* n. gen y n. sp. (Aeshnidae Gomphaeschninae). Esta nueva especie presenta una vena psScP que nace en el nodo y recorre parcialmente el campo postnodal supliendo el recorrido que en algunos grupos de odonatos realiza la ScP, por ejemplo, en los Zygoptera Sieblosidae y en los Anisoptera Aeschnidiidae.

Palabras clave: *Insecta, Odonata, Zygoptera, Anisoptera, n.gen. n.sp., Cretácico inferior, España.*

ABSTRACT

The study of some new Cretaceous insects found in the lithographic limestones outcrops of Spain has led to the recognition of three new forms of odonates (Insecta, Odonata). Nymphs of Zygoptera of the type-genus *Samarura* have been found, which have already been recognized in other outcrops in the world. *Hoyaeshna cretácica* n.gen. and n.sp. (Aeshnidae, Gomphaeschninae) is described. This new species presents a psScP vein which begins in the nodus and follows partially the postnodal field, replacing the path that in some odonate groups the ScP vein realizes, as for example, in the Zygoptera Sieblosidae and in the Anisoptera Aeschnidiidae.

Key words: *Insecta, Odonata, Zygoptera, Anisoptera, n.gen. n.sp., Lower Cretaceous, Spain.*

Introducción

En este trabajo se describen dos formas larvárias y un ala aislada de odonatos halladas en los yacimientos lacustres del Cretácico inferior de Cuenca (Las Hoyas) y de Lleida (La Cabrua y La Pedrera). Estos yacimientos se conocen por el excelente estado de conservación de su conjunto paleobiológico (Sanz *et al.*, 1988, Martínez-Delclòs, 1991). En ambas zonas se conocía la existencia de odonatos: individuos adultos en «Las Hoyas» y adultos y larvas en los yacimientos de «La Cabrua» y de «La Pedrera» (Martínez-Delclòs, 1989, 1990 y 1991 y Nel y Martínez-Delclòs, 1993).

Después del estudio las dos larvas permanecen en posición incierta, aunque una de ellas se emplaza en

el género-tipo *Samarura*. Para el ala aislada de odonato adulto se establece un nuevo género y especie.

En 1914 Meunier dio a conocer el primer odonato en el registro fósil de España: una larva de anisóptero, *Palaeaeschna vidali*, que posteriormente fue re-descrita y estudiada por Martínez-Delclòs (1990 y 1991). Ningún otro tipo de larva de odonato había sido reconocida hasta ahora. En 1979 y 1986 Gómez dio a conocer el primer odonato adulto estableciendo la nueva especie *Palaeaeschna pallerolae*. En 1989 Martínez-Delclòs revisa esta especie y crea para ella el nuevo género *Ilerdaegomphus*. En 1985 Whalley & Jarzembowski definen *Condalia woottoni*, un ala aislada que emplazan entre los Libellulidae (atribución considerada muy dudosa). En 1993 Nel y Martínez-Delclòs definen varios géneros y especies nue-

* Muséum National d'Histoire Naturelle. 8 rue Buffon. 75005 Paris (Francia).

** Dept. Geologia dinàmica, Geofísica i Paleontologia. Fac. Geologia. Univ. Barcelona. 08071 Barcelona (España).

vas de la familia Aeschniidae, todos estadios adultos, en los yacimientos del Montsec y de la Serranía de Cuenca.

Sistemática

ORDEN: Odonata Fabricius, 1792.
Suborden: Zygoptera Selys, 1840.
Superfamilia: *incertae sedis*.
Familia: *incertae sedis*.
Género: cf. *Samarura* Brauer, Redtenbacher & Ganglbauer, 1889.

Especie tipo

Samarura gigantea Brauer, Redtenbacher & Ganglbauer (1889), Ust Balei en Irkutsk (Rusia). Jurásico superior. Depositada en el Naturhistorischen Museum de Viena.

Distribución

Desde el Triásico hasta el Oligoceno (ver apartado de discusión).

Cf. *Samarura* Brauer, Redtenbacher & Ganglbauer, 1889.

Material

Para el estudio se ha contado con dos individuos que están depositados en el Departamento de Geología dinámica, Geofísica i Paleontología, de la Facultat de Geologia, de la Universitat de Barcelona con los números: LP-007-GDGP y LC-009-GDGP.

Descripción

Los dos individuos están preservados en vista lateral. La longitud total (sin las branquias caudales ni las antenas) es de 9,7 mm en el LC-009-GDGP y de 15 mm en el LP-007-GDGP (fig. 1A-1B).

Cabeza: En ambos individuos está deteriorada. Representa 1/8 de la longitud total del cuerpo y es tan ancha como el tórax. Presenta unos ojos redondeados laterales y unas antenas con base ancha y corta. El flagelo no está completo, pero es más largo que el escapo (fig. 1A).

Tórax: Es corto y ligeramente globoso. El protórax es estrecho y representa 1/3 de la longitud del tórax. El meso y metatórax están indiferenciados.

Patatas: La base coxa-trocánter de la pata media es pequeña. La pata posterior presenta un fémur alargado. El ejemplar LP-007-GDGP muestra, en la parte media del abdomen la articulación entre el fémur y la tibia de la pata posterior.

Pterotecas: Sólo se han observado en el ejemplar LC-009-GDGP. La anterior es más delgada y llega hasta la parte media del tercer segmento abdominal. La posterior es ancha y llega hasta el cuarto segmento del abdomen.

Abdomen: Tiene diez segmentos de la misma anchura. La máxima longitud la presentan el cuarto o quinto segmento. A causa de presentarse en vista dorsal se observa una doble lineación en la parte media del abdomen que corresponde a la zona de las pleuritas (fig. 1A). El último segmento es el más corto y presenta dos traqueobranquias caudales en forma de hoja (LC-009-GDGP) o tres (LP-007-GDGP). La traqueobranquia central es más corta (longitud de 1,9 mm) que las laterales (longitud 2,7 mm y anchura 1,1 mm). La zona marginal de estas traqueobranquias posee un

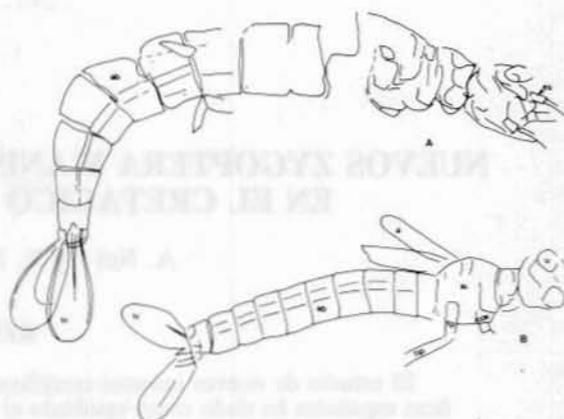


Fig. 1.—Individuos del género-tipo cf. *Samarura* Brauer, Redtenbacher & Ganglbauer, 1889. A) ejemplar LP-007-GDGP y B) ejemplar LC-009-GDGP. (a) ala, (ab) abdomen, (cox2) coxa media, (es) escapo, (fp) fémur posterior, (si) sintórax, (tip) tibia posterior, (tr) traqueobranquias caudales y (u) ojo.

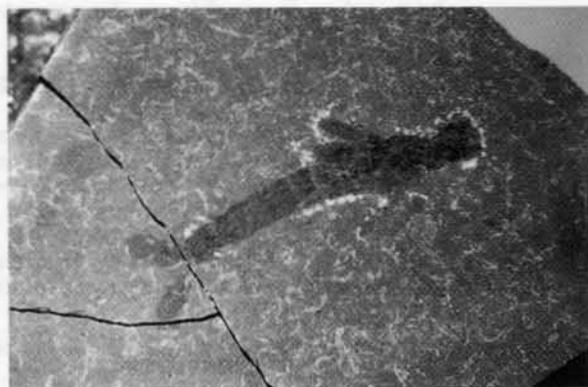


Foto 1.—Cf. *Samarura* Brauer et al. Ejemplar LC-009-GDGP.

rebordo grueso (fig. 1A). Ambos tipos de traqueobranquias tienen un margen apical redondeado.

Discusión

Estos individuos se han emplazado, provisionalmente, en el género-tipo *Samarura*. El estudio realizado por Brauer et al., en 1889 dio como resultado la creación de cinco especies diferentes para el género *Samarura*: *S. gigantea*, *S. minor*, *S. pulla*, *S. angusta* y *S. rotundata*. En esos momentos no fueron emplazadas en ninguna familia. Handlirsch (1908) las emplaza dentro de los «Anisozygoptera», aunque en ninguna familia en particular y considera válido el emplazamiento específico de cada uno de los individuos.

Hong en 1983 señala la presencia de larvas en el Mesozoico de China y las atribuye a la especie *S. gigantea* y establece la nueva especie *S. puncticauda-*

ta Hong, incluyéndolas entre los Anisozygoptera Heterophlebioidea (sensu Fraser, 1957) familia *incertae sedis*.

En 1985 Pritykina realiza una revisión de todas las larvas del género-tipo *Samarura* y lo incluye en la familia Camptero-phlebiidae Handlirsch 1925. Todas las especies determinadas por Brauer *et al.*, en 1889 las considera como sinónimas de *S. gigantea*, por tratarse de diferentes estadios ontogenéticos de ésta.

Pritykina (1985) atribuye una larva muy parecida a *Samarura* a la especie *Karatawia sibirica* Pritykina y la enmarca entre los Karatawiidae Martynov (1925). También incluye la especie *Dinosamarura tugnuica* Pritykina entre los Isophlebiidae Handlirsch (1908) y a *Shurabiola nana* Pritykina entre los Architemistidae Cowley (1942). Morfologías similares son emplazadas en familias diferentes.

Lindley en 1978 pone en duda la hipótesis que *Samarura* pueda tratarse de un Anisozygoptera, a menos que no pertenezca a los Tarsophlebioidea (sensu Fraser, 1957).

En 1985 Rozefeld describe una larva de zigóptero del Triásico de Australia que se parece a *Samarura* y a la vez también las larvas encontradas en sedimentos lacustres del Oligoceno en Francia (Nel, 1991), y que denomina *Samarura* sp.: «*Samarura* is here recognized as having a form genus status and should be retained for those nymphs which are zygopteran-like but are insufficiently well known to be referable to modern familias.»

Jell & Duncan (1986) reconocen en el Cretácico inferior de Australia una forma que emplazan entre los zigópteros coenagrionideos, que tiene un cierto parecido morfológico con los ejemplares españoles. No obstante este emplazamiento es dudoso, ya que la morfología circular de la parte distal de las traqueobranquias es un carácter que comparte con los Lestidae o con los Tarsophlebioidea. La presencia de traqueobranquias circulares y sin división transversal hace pensar en un emplazamiento diferente de Coenagrionidae.

Esta problemática se hace extensiva a la mayor parte de las larvas de odonatos fósiles, por lo que no es recomendable definir sobre ellas ni géneros ni especies, por dos razones:

1. Las diagnósis dadas permiten raramente caracterizarlas con suficiente precisión. La talla de las larvas, en particular, es un carácter insuficiente ya que pueden pertenecer a estadios ontogenéticos diferentes.

2. No se podrá nunca asociar, de una manera absolutamente cierta, una larva fósil a un imago fósil, incluso del mismo yacimiento, sobre todo si pertenece a un género o familia extinguida.

Las atribuciones de larvas del tipo *Samarura* a los «Anisozygoptera» no están probadas. Esta afirmación es particularmente cierta para el trabajo de Pritykina (1985) que atribuye a *Samarura* a los Camptero-phlebiidae, tal y como ocurre también con la larva denominada *Karatawia sibirica* a los Karatawiidae (= Liassophlebiidae sensu Nel *et al.*, 1993), o la denominada *Dinosamarura tugnuica* a los Isophlebiidae y *Shurabiola nana* a los Architemistidae. Estas larvas, todas parecidas entre ellas, deberían estar enmarcadas, según el criterio de Rozefeld, en el género *Samarura*.

Según Nel (1991) y Nel *et al.* (1993) es muy probable que los «Anisozygoptera» tuvieran larvas de tipo Anisoptera desprovistas de branquias externas y no se parecieran a *Samarura*.

En conclusión *Samarura* debe ser considerado como un parataxon (Roger, 1974) ya que contiene formas probablemente muy alejadas las unas de las otras y no atribuibles, con certitud, a un grupo preciso entre los Odonata. No obstante debe ser incluido entre los Zygoptera. Este tipo de larva debió probablemente manifestarse en el seno de varios grupos de Zygoptera, en el curso del registro fósil. Nel *et al.* (1993) consideran *Samarura* como (= Zygoptera familia *incertae sedis* nov. stat.).

ORDEN: Odonata Fabricius, 1792.
Suborden: ANISOPTERA Selys, 1840.
Superfamilia: ? LLIBELLULOIDEA.
Familia: *incertae sedis*.
Género y especie: indeterminada.

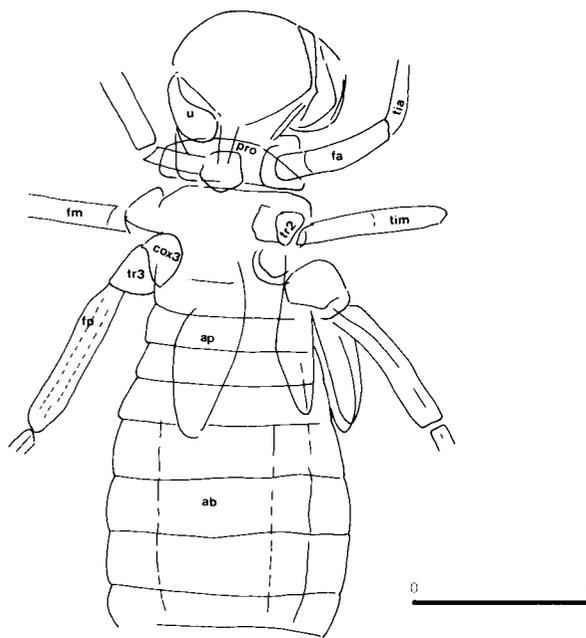


Fig. 2.—*Libelluloidea incertae sedis*. Ejemplar LP-001-G.

Material

Se conoce un solo ejemplar, el LP-001-G, de la colección del Sr. J. E. Gómez, actualmente depositada en l'Institut d'Estudis Ilerdencs en Lleida. Fue encontrado en el yacimiento de «La Pedrera de Rúbies», sierra del Montsec, Lleida.

Descripción

Es una ninfa, no completa, pequeña (fig. 2) y que no mediría más de 16 mm. Se observa la cabeza, el tórax y los primeros 8 segmentos abdominales. Las patas sólo han conservado el fémur parcialmente.

Cabeza: Tiene una anchura de 3,9 mm y una longitud de 2,8 mm. Conserva los ojos poco desarrollados, localizados hacia la parte posterior y no se tocan en la región parietal. La zona anterior de la cápsula cefálica es muy ancha, por lo que parece tendría un labium muy ancho y en forma de cuchara.

Tórax: El protórax es corto (0,9 mm) y ancho (3,2 mm). Su margen anterior es convexo y el posterior recto. Los laterales son rectos y con vértices redondeados. En el resto del tórax no se diferencia la segmentación y es muy corto (2,1 mm). El tórax representa menos del 25 % de la longitud del cuerpo y siempre es bastante más estrecho que la anchura máxima del abdomen.

Patas: De las patas sólo se ha conservado el fémur y la parte proximal de las tibias. Su longitud incrementa de las patas anteriores a las posteriores. Las coxas y los trocánteres de los tres pares de patas son muy grandes y de forma similar (fig. 2).

El fémur anterior tiene una longitud de 2,6 mm y una anchura de 0,5 mm. El fémur medio tiene una longitud de 3,3 mm y una anchura de 0,5 mm. El posterior es el más largo, y presenta una serie de alineaciones con surcos que corresponderían a pequeñas espinas. La longitud del fémur posterior es de 3,6 mm y tiene una anchura de 0,6 mm. La anchura de las tibias es en su inicio bastante más reducida que la anchura del fémur.

Pterotecas: Se presentan bien desarrolladas, bajo la forma de expansiones cuticulares dorsales. Estas se alargan sobre los segmentos abdominales (las anteriores llegan hasta el cuarto y las posteriores sobre el quinto). Su forma es parecida a la de los adultos, más anchas las posteriores que las anteriores, que son más largas (longitud del ala anterior: 4,4 mm; longitud del ala posterior: 4 mm), no se ha observado la nervación longitudinal.

Abdomen: Posee 8 segmentos bien diferenciados. Los cuatro primeros son más estrechos y más cortos que los posteriores. Los segmentos más anchos son el sexto y el séptimo, a la vez son los más largos. El abdomen está engrosado en la parte dorsal, dándole una forma rechoncha. No puede observarse la distribución de la «pirámide anal».

Discusión

La falta de estructuras como la «pirámide anal», el labium y la distribución de los tarsos, entre otros, no permiten incluir esta larva en ninguna familia concreta, ni tampoco relacionarla con otras especies del registro fósil.

La constitución en forma cuchara que tiene la máscara y el aspecto rechoncho del cuerpo, podría relacionarse con los representantes de la superfamilia Libelluloidea. La estructura y distribución de los diferentes elementos de esta máscara podrían indicar a qué familia pertenecería.

ORDEN: Odonata Fabricius, 1792.
Suborden: ANISOPTERA Selys, 1840.
Superfamilia: Aeshnoidea Leach, 1815.
Familia: Aeshnidae Leach, 1815.
Subfamilia: Gomphaeschninae *sensu* Lieftinck, 1968.
Género: *Hoyaeshna* n.gen.



Foto 2.—? Libelluloidea, género y especie indeterminados. Ejemplar LP-001-G. Escala en mm.

Derivatio nominis

Hoyaeshna, de *Aeshna* (género actual de la familia Aeshnidae), y por haberse encontrado en el yacimiento de Las Hoyas.

Especie tipo

Hoyaeshna cretatica n. sp., Barremiense, yacimiento de Las Hoyas, provincia de Cuenca, España.

Diagnosis

Gomphaeschnido, cercano al género *Valdeaeshna* Jarzembowski, 1988 con la vena psScP que sale del nodo y recorre el campo postnodal hasta incidir con el margen costal a más de 1/3 de la distancia entre el nodo y el pterostigma; vena «O» muy cerca del subnodo, la R3 y la IR3 y la R4-5 y la MA son paralelas en todo su recorrido. La AA posee 10 venas simples y perpendiculares al margen ventral.

Distribución

Las Hoyas (provincia de Cuenca, España): Barremiense.

Hoyaeshna cretatica n.gen. n.sp.

Derivatio nominis

cretatica hace referencia al Sistema Cretácico, al que pertenecen los materiales donde ha sido encontrada.

Estrato y localidad típicos

Hallado en el episodio 2 de la Formación «Calizas de la Huérguina» (Fregenal, 1991), en el yacimiento de «Las Hoyas», a 4 km al NO del pueblo de La Cierva.

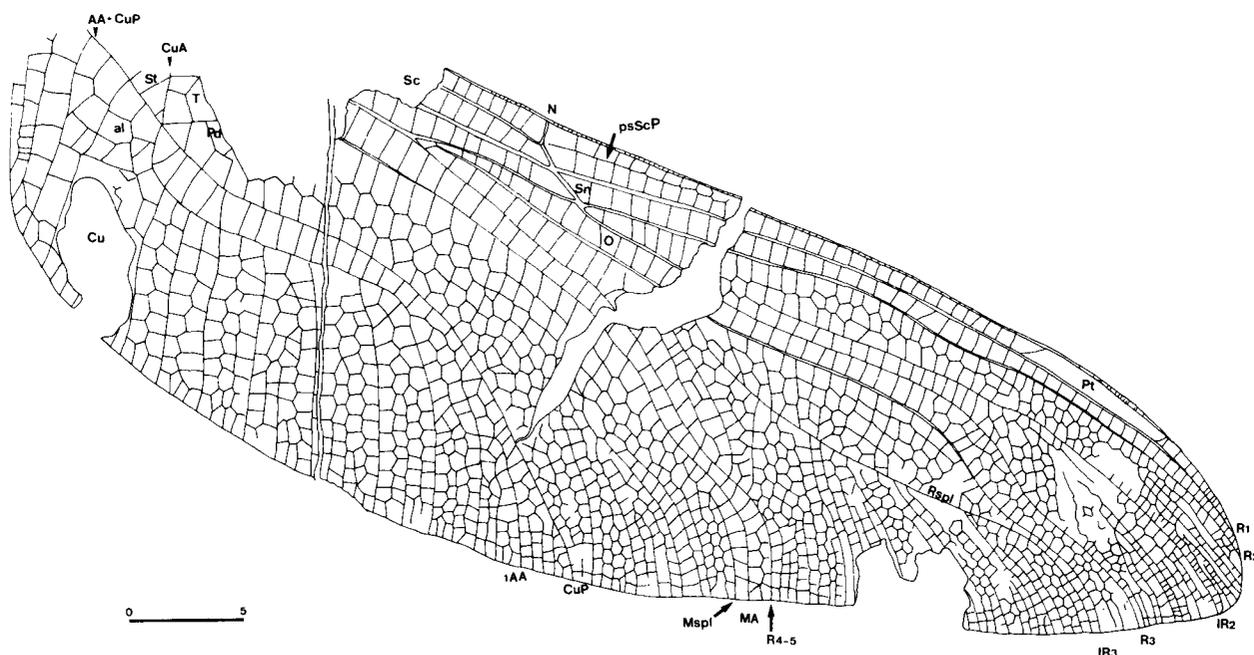


Fig. 3.—Holotipo de *Hoyaeshna cretacica* n. gen n. sp. Ejemplar ADR-0033-I. (1AA) primera anal, (AA + CuP) tronco de la vena anal y la cubital posterior, (al) bucle anal, (CuA) campo cubital-anal, (CuP) cubital posterior, (IR2) intercalar de la R2, (IR3) intercalar de la R3, (MA) medial anterior, (MspI) vena intercalar entre la MA y la CuP, (N) nodo, (O) vena oblicua, (PC + CA) margen costal, (Pd) campo postdiscoidal, (psScP) vena postnodal secundaria, (Pt) pterostigma, (R1 R4 + 5) radiales, (RspI) vena intercalar entre la IR3 y la R4 + 5, (Sc) subcostal, (Sn) subnodo, (St) campo subdiscoidal y (T) triángulo discoidal.

Diagnosis

La misma que la del género.

Material

Sólo se conoce el holotipo; es el ejemplar ADR-033-I del que se tiene una placa (las venas no presentan relieve). Es un ala posterior y no conserva la parte basal-costal. Está depositado en la colección del Sr. Armando Díaz-Romeral en Cuenca. Su depósito definitivo será el Museo de Cuenca.

Descripción

La notación de las venas se basa en el trabajo de Carle (1982). El ejemplar es un ala posterior aislada que presenta una buena conservación, a excepción del campo antenodal y casi todas las estructuras discoidales. Presenta las siguientes medidas: longitud total 58,4 mm, anchura máxima 19,1 mm, anchura (a nivel del nodo) 18,8 mm, distancia de la base al nodo, aproximadamente, 22,7 mm, distancia del nodo al ápex 35,6 mm y distancia del nodo al pterostigma 23,4 mm. El pterostigma tiene 7 mm de longitud y 1 mm de anchura.

No se observa en este ejemplar la nervadura R + M ni tampoco el árculo. Más allá del árculo existen, distalmente, 3 venas transversas entre la R1 y la Rs y 4 entre la Rs y la MA (fig. 3). La nerviación costal, de hecho la vena formada por la fusión de PC + CA (+), CP (-) y ScA (+) (*sensu* Riek & Kukalova-Peck, 1984), está bien conservada en su parte próxima al nodo. Las espinas externas que se presentan en la PC + CA y las internas que

lo hacen en la ScA y la CP (esta última conservada como un surco muy fino entre la PC + CA y la ScA) son muy visibles y recias (fig. 4). En el área del nodo, la CP realiza un codo y se dirige hacia la ScP en forma de cuña. La escisión nodal es muy poco marcada tanto en el margen externo de la PC + CA como en la ScA y la CP. El nodo está constituido por la CP y la ScP. La CP proviene del margen costal y se inflexiona hacia la base del ala para formar el subnodo. La ScP sube hacia el margen costal (fig. 4) fusionándose a él. Se observa que del nodo parte la vena psScP (Nel & Martínez-Delclòs, 1993) que incide con el margen costal a 8,6 mm, debilitándose progresivamente y ramificándose unas 10 veces hacia el margen costal y 10 veces hacia la R1. Esta vena no es ni positiva ni negativa. El subnodo es comparable al que presenta el género *Aeshna*: la Rs se divide en la R1 y la R2 exactamente a nivel del subnodo.

La vena oblicua «O», localizada entre la R3 y la IR3, se emplaza muy cerca del subnodo (a 1,8 mm) (fig. 3).

Existen diversas antenodales secundarias en la superficie alar observable (7 entre el margen costal y la ScP y 6 entre la ScP y la R1), pero ninguna antenodal principal. Las venas transversas entre el margen costal y la ScP y entre ésta y la R1, no están alineadas.

El campo postnodal contiene un gran número de venas transversas, siempre verticales (> 30 desde el nodo hasta el pterostigma). Las transversas entre la R1 y la R2 y las postnodales no están estrictamente alineadas. Bajo el nivel de las primeras postnodales, entre la R1 y la R2, se encuentra un conjunto de venas transversas, como en los actuales *Aeshnidae*, *Gomphidae*, *Petaluridae*, *Cordulegastridae* y *Chlorogomphidae*.

Existe un pterostigma esclerotizado a 23,4 mm del nodo. Tiene 7 mm de longitud y 1 mm de anchura y está limitado por dos venas transversas oblicuas gruesas. Bajo el pterostigma, entre la R1 y la R2, no existe ninguna vena oblicua en disposición anterior y de refuerzo, como pasa en otras especies del grupo; por ejemplo en *Valdeaeshna surreyensis* Jarzembowski, 1988 o *Gomphaeschna*

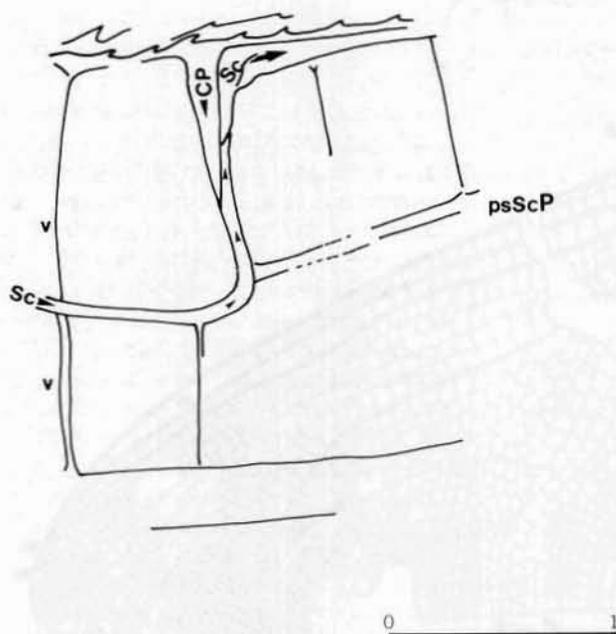


Fig. 4.—Nodo de *Hoyaeshna cretacica* n.gen. n.sp. Obsérvese cómo la vena postnodal que sale del nodo no es la ScP, sino que se fusiona con las venas del margen costal. (av) antenodales, (CP) costal, (psScP) vena postnodal secundaria y (Sc) subcostal.

obliqua Wighton, 1987. Entre la R1 y la R2 aparecen, bajo el pterostigma, 11 venas transversas. En esta zona la R2 se acerca a la R1.

Del conjunto de estructuras discoidales, el supratriángulo no se ha conservado.

Del triángulo discoidal sólo se observa el ángulo ventral agudo (75°) y está, al menos, dividido por tres celdas, como en *Alloaeshna paskapooensis* Wighton & Wilson, 1986. Este ángulo está formado proximalmente por la Cu. También puede observarse la parte distal del subtriángulo (formado por la Cu, que lo cierra costalmente y la An que lo hace ventralmente). En éste, entre las dos venas aparecen al menos 3 venas transversas a corta distancia de la intersección de la Cu con la An.

Los espacios medial y submedial no se han conservado.

El campo cubital-anal es muy ancho (fig. 3). La CuP llega a sobrepasar la mitad del ala (27 mm antes del ápex). La AA + CuP se ramifica en 4 venas que delimitan filas de celdas que decrecen anteriormente en número de 2 a 1. La AA una vez separada de la CuP se vuelve a dividir en 10 ramas que delimitan filas de celdas que decrecen anteriormente en número de 5 a 2. Las 4 que salen de la AA + CuP más las 6 anteriores de la AA tocan perpendicularmente el margen ventral. Entre la CuP y la AA1 existe, en el margen del ala, 5 filas de celdas; no obstante en casi todo su recorrido sólo 1 fila. Las 10 ramas anteriores de la An salen casi perpendiculares hacia el ápex. El bucle anal posee 7 venas transversas. No existe bucle anal suplementario.

El campo que existe entre la MA y la CuP se ensancha cerca del margen ventral.

El campo postdiscoidal es estrecho (2,5 mm) y contiene 3 filas de celdas después del triángulo discoidal. Distalmente, sobre el margen alar, existen 17 filas de celdas muy pequeñas. La Mspl no está muy bien definida y existe solamente una fila de celdas entre ésta y la MA. La Mspl no reemprime la MA distalmente, sino

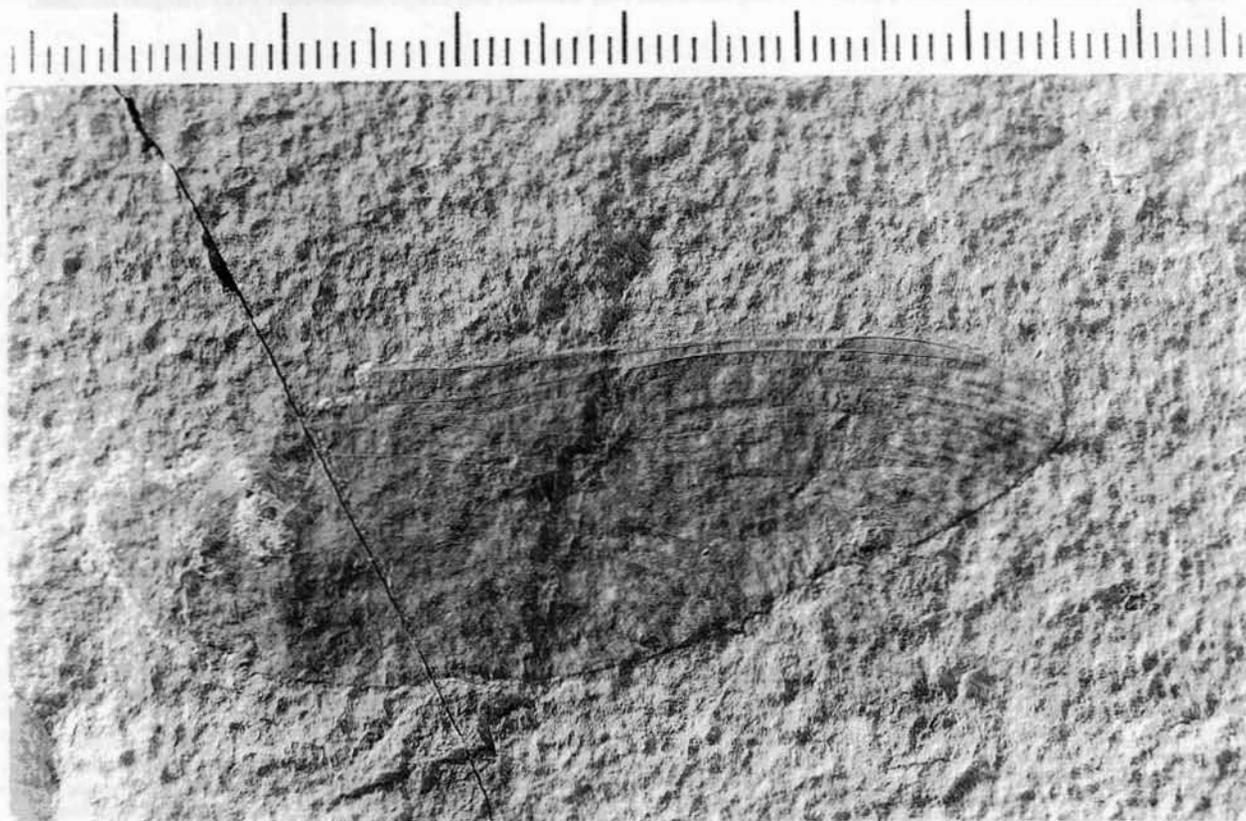


Foto 3.—*Hoyaeshna cretacica* n.gen. n.sp. Ejemplar ADR-033-I. Holotipo. Escala en mm.

que llega hasta el margen del ala. La R4-5 es más o menos recta en todo su recorrido y presenta una pequeña inflexión a la altura de la intersección de la CuP con el margen costal tocando el margen ventral en ángulo recto. Siempre se presenta paralela a la MA y entre ambas existe una sola fila de celdas, aunque cerca del margen del ala aparecen dos.

En el campo radial la IR3 está muy bien definida. Existe, basalmente, una sola fila de celdas entre ésta y la R3; distalmente aparecen 3 filas. La IR3 nace más cerca del tronco radial que de la R4-5. Durante su recorrido aparece una vena, la Rspl, que rápidamente se abre y da lugar a 5 filas de celdas; distalmente vuelve a juntarse rápidamente con la IR3, desarrollando 1 sola fila de celdas (anchura máxima 3 mm, anchura mínima 0,4 mm). La Rspl emite al menos 6 ramas hacia el margen ventral, tres de las cuales se unen con la R4-5. El campo existente entre estas ramas está ocupado por varias filas de celdas. El campo entre la R3 y la R2 es muy ancho y en él aparece una vena intercalar marcada, la IR2 que es paralela a la R2. Entre estas dos aparecen, basalmente, dos filas de celdas y distalmente, 8 filas. El espacio entre la IR2 y la R3 es pequeño en su base (1 fila de celdas) y muy ancho cerca del margen alar (10 filas de celdas). El campo entre la R2 y la R1 es estrecho con un gran número de venas intercalares.

El margen ventral es muy regular y convexo (fig. 3).

Discusión

La escisión nodal es bastante menos visible que en los anisópteros actuales como *Aeshna* sp. o en los Heterophlebiidae del Lías, que poseen un nodo muy parecido al de los anisópteros actuales. En cambio especies de la misma subfamilia como *Valdaeshna surreyensis* y *Alloaeshna paskapooensis* la presentan bastante más evidente. El subnodo es prácticamente igual al del género actual *Aeshna* sp., en el que la RP se divide en la R1 y la R2 exactamente a nivel del subnodo.

La zona nodal de *Hoyaeshna cretacica* n. sp. no difiere demasiado del nodo clásico en que la CP se curva, forma el nodo y continúa para definir el subnodo. La ScP gira hacia el margen costal y se fusiona a éste (fig. 4). Lo que sí difiere del nodo clásico es la existencia en la vena psScP. El recorrido de la ScP en *H. cretacica* difiere del que realiza en *V. surreyensis*. En la especie inglesa la ScP continúa más allá del nodo, lo que no ocurre en la especie española. De todas maneras la presencia de este carácter en *V. surreyensis* necesita ser comprobado de manera fehaciente. La vena psScP toca el margen costal mucho más lejos en *H. cretacica* (8 mm desde el nodo) de lo que lo hace la ScP en *V. surreyensis* (2 mm desde el nodo). Son las dos únicas especies de la subfamilia que presentan esta estructura (aunque de origen diferente). La vena psScP, presente en *H. cretacica*, no ha sido citada en ningún otro individuo de la subfamilia (Pritykina, 1980; Wighton & Wilson, 1986 y Jarzembowski, 1988).

En *H. cretacica* aparece una vena transversa, casi debajo del codo que realiza la ScP, antes de ir hacia el margen costal, que seguramente actuaría de refuerzo.

La zona basal del campo postdiscoidal no se ha conservado, no es muy ancho y presenta más de tres filas de celdas, como en *Morbaeschna muensteri* (Germer), *Alloaeshna paskapooensis*, *Gobiaeschna occulta* Pritykina, 1980, *Valdaeshna surreyensis* y los Aeshninae. Al contrario existen algunos géneros que presentan dos o menos de dos filas de celdas, por ejemplo los actuales *Allopetalia* Selys y *Boyeria* MacLachlan. Todas las especies fósiles conocidas presentan tres o más filas. La Mspl existe, prácticamente, como en todas las especies actuales y fósiles de la subfamilia a excepción de la actual *Austropetalia patricia* Tillyard. La distancia entre esta vena y la MA en las diferentes especies es variable. En el espacio subdiscoidal de los Aeshnidae (en *Aeshna* por ejemplo) la vena AA + CuP se une directamente con el ángulo ventral del triángulo discoidal o con la CuA (la cual se separa y forma, entre la AA + CuP y este ángulo, una pequeña transversa). Las transversas entre la AA + CuP y la MP + CuA en el espacio submedial son bastante parecidas, al menos en *Aeshna*. En ciertos Aeshnidae actuales, como *Oligoaeschna* Selys y *Gomphaeschna* Selys (Gomphaeschninae), aparece en las cuatro alas, una vena transversa entre la AA + CuP y la MP + CuA que es más o menos espesa y oblicua, muy diferente a las otras y que limita proximalmente una parte del espacio subdiscoidal. Esta vena no se ha observado ni en *Hoyaeshna* ni en *Valdaeshna*, y sí en otros géneros de la familia como *Alloaeshna* Wighton & Wilson, 1986, o los ya citados *Oligoaeschna* y *Gomphaeschna*.

En el campo postnodal bajo las primeras postnodales existen venas transversas entre la RA y la RP1, como pasa en los Gomphidae, Cordulegastridae, Chlorogomphidae, Petaluridae y Aeshnidae. El número de postnodales es bastante grande, como en *Valdaeshna*, y lo diferencia de los otros Gomphaeschninae.

El pterostigma se presenta en posición normal y es más largo (7,5 mm) que el de *Valdaeshna* (6 mm) y *Alloaeshna marklae* Wighton & Wilson, 1986 (3,3 mm). No obstante, se diferencia del resto de especies en que bajo el pterostigma y entre la R1 y la R2, no existe ninguna vena transversa oblicua de refuerzo, sino un grupo numeroso de venas transversas rectas.

En el campo radial es necesario remarcar la disposición muy particular de las venas MA, R4-5, Rspl, IR3 y la RP3. La Rspl es una de las venas más desarrolladas, emite un gran número de venas hacia el margen ventral y muestra un gran número de celdas. Esta estructura se da en todos los Gomphaeschninae, aunque en algunas especies se encuentra un número mucho más elevado de filas de celdas que en otras. Tanto la R4-5 y la MA como la IR3 y la R3 son pa-

rales en su recorrido, presentan basalmente una sola fila de celdas e incrementan en número distalmente. Estas dos características se presentan en *V. surreyensis* y en *H. cretácica*. La vena transversa «O» está dispuesta de manera diferente según las especies de la subfamilia: o bien cerca del subnodo (*Hoyaeshna cretácica*, *Alloaeshna paskapoensis*, *Baissaeshna prisca* Pritykina, 1980), o bien lejos de éste (*Valdaeshna surreyensis*, *Morbaeshna muensteri*, *Gobiaeshna occulta*).

En el campo cubital-anal de *Hoyaeshna*, la vena AA + CuP tiene 4 ramas (+) que nacen casi perpendicularmente de ésta y todas tocan el margen ventral del ala. En *V. surreyensis* nacen 3 venas de la AA + CuP. La vena AA presenta 10 venas simples de las cuales las 6 anteriores nacen y tocan perpendicularmente el margen ventral. Esta característica la diferencia de *V. surreyensis* que las presenta ramificadas. La distribución tan regular de las venas anales en casi todo el campo no se parece a ninguna de las alas observadas (ni actuales ni fósiles). La AA1 se separa de la CuP, distalmente, por 4 rangos de celdas pequeñas. La separación entre ambas venas por más de una celda es un carácter que comparte con *V. surreyensis* y con la actual *Oplonaeshna armata*.

V. surreyensis es, hasta el momento, la única especie de los Gomphaeschninae en que la ScP atraviesa el nodo y se desplaza por el campo postnodal. Sólo se ha encontrado, hasta este momento, dos grupos en los cuales la ScP atraviesa netamente el nodo: en los Zygoptera Sieblosidae y en los Anisoptera Aeschniidae (Nel & Martínez-Delclós, 1993). De todos modos ya se ha indicado que este carácter, observado por Jarzembowsky es poco seguro. *V. surreyensis* y *H. cretácica* se diferencian en la posición de la transversa «O», con respecto al nodo; en el número de venas transversas que aparecen cerca de la separación de la R2 + R3 y la R4-5, en la posición más avanzada de esta vena en *H. cretácica* con respecto a *V. surreyensis*, en la disposición de las venas en el campo anal y en la forma del triángulo discoidal.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos las correcciones realizadas por el Prof. José Luis Sanz (Univ. Autónoma de Madrid) y a los señores A. Díaz-Romeral (Cuenca) y J. E. Gómez (Lleida) el material cedido para su estudio. Este trabajo se ha realizado en el marco de los proyectos: DGICYT PB88-0174 y CEE (Human Capital and Mobility) CHRX-CT93-0164.

Referencias

Brauer, F., Redtenbacher, J. y Ganglbauer, L. (1889). Fossile Insekten aus der Juraformationen Ost-Sibiriens. *Mém. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg*, 35, 2-21.
Carle, F. L. (1982). The wing vein homologies and phylo-

- geny of the Odonata: a continuing debate. *Rap. Comm. Soc. Intern. Odonatol.*, 4, 66 págs.
Fraser, F. C. (1957). A reclassification of the order Odonata. *Roy. Zool. Soc. New South Wales*, 133 págs.
Fregenal, M. (1991). *El sistema lacustre de Las Hoyas (Cretácico inferior, Serranía de Cuenca): Estratigrafía y Sedimentología*. Tesis de Licenciatura, Univ. Complutense de Madrid.
Gómez, J. E. (1979). Un ave y otras especies fósiles nuevas de la biofacies de Santa María de Meyá (Lérida). *Bol. Geol. Min.*, 90, 333-346.
— (1986). Nuevos insectos fósiles de las calizas litográficas del Cretácico inferior del Montsec (Lérida). *Bol. Geol. Min.*, 97, 717-736.
Handlirsch, A. (1908). *Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten formen*. Handbuch für Paläontologen und Zoologen, ix + 1430 págs., W. Engelmann Ed.
Hong, Y. (1983). Middle Jurassic fossil insects in north China. *Geol. Publ. House*, Beijing, China, 223 págs.
Jarzembowski, A. (1988). A new aeshnid dragonfly from the Lower Cretaceous of South-East England. *Palaeontology*, 31, 763-769.
Jell, P. A. y Duncan, P. M. (1986). Invertebrates, mainly insects, from the freshwater, Lower Cretaceous, Koonwarra Fossil Bed (Korumbura Group), South Gippsland, Victoria. *Mem. Ass. Aust. Pal.*, 3, 111-205.
Lindley, R. P. (1978). Some armchair thoughts on the Dragonfly wing. *Odonatologica*, 7, 323-351.
Martínez-Delclós, X. (1989). *Ilerdaegomphus* nom. nov. para el odonato adulto *Palaeoeshna pallerolae* del Cretácico inferior del Montsec (Cataluña, España). *Bol. Geol. Min.*, 100, 187-192.
— (1990). Insectos del Cretácico inferior de Santa María de Meià (Lérida): Colección Lluís Marià Vidal i Carres. *Treb. Mus. Geol. Barcelona*, 1, 91-116.
— (1991). *Insectes hemimetàbols del Cretaci inferior d'España. Tafonomia i Paleoautoecologia*. Tesis Doctoral, Universitat de Barcelona, 784 págs.
Meunier, F. (1914). Un blátido y una larva de odonato del Kimeridense de la Sierra del Montsec (Lérida). *Mem. R. Acad. Cien. Art. Barcelona*, 11, 121-126.
Nel, A. (1991). *La Paléontologie, un outil performant en Sciences de la Terre*. Thèse de Doctorat, Univ. Reims-Champagne-Ardenne, 882 págs.
Nel, A. y Martínez-Delclós, X. (1993). Essai de révision des Aeschniidae (Odonata, Anisoptera). *Cahiers de Paléontologie*, 1-99 págs.
Nel, A., Martínez-Delclós, X.; Paicheler, J. C. y Henrotay, M. (1993). Les «Anisozygoptera» fósiles. Phylogénie et classification (Odonata). *Martinia*, N.º hors-série 3, 311 págs.
Pritykina, L. N. (1980). Nuevos odonatos del Mesozoico de Asia Central. En: *Insectos fósiles del Mesozoico*. Dolin, V., Panfilov, D., Ponomarenko, A. y Pritykina, L. N. (eds.), Naukova Dumka, Kiev, 119-131, en ruso.
— (1980). Nuevos odonatos de los depósitos del Cretácico inferior de Transbaikalia y Mongolia. En: *Faunas, flores y bioestratigrafía del Mesozoico y Cenozoico de Mongolia*. Trans. Joint Soviet-Mongol. paleontol. Exped., 4, 81-96, en ruso.
Pritykina, L. N. (1985). Libellulida (= Odonata). En: *Insectos fósiles de Siberia y de Mongolia*. Rasnitsyn, A. (ed.), Trudy Paleontol. Inst. Moscow, 211, 120-138, en ruso.
Pritykina, L. N. (1986). Two new dragonflies from the Lo-

- wer Cretaceous deposits of West Mongolia (Anisoptera: Sonidae Fam. nov., Corduliidae). *Odonatologica*, 15, 169-184.
- Riek E.F. y Kukalova-Peck, J. (1984). A new interpretation of dragonfly wing venation based upon early Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic characters states in pterygote wings. *Can. J. Zool.*, 62, 1150-1166.
- Roger, J. (1974). Paléontologie générale. En: *Collection Sciences de la Terre*, Masson & Cie, eds., xi + 419 págs, París.
- Rozefelds, A. (1985). A fossil Zygopteroan nymph (Insecta Odonata) from the Late Triassic aberdare conglomerate, Souther Queensland. *Proc. R. Soc. Queensland*, 96, 25-32.
- Sanz, J. L., Wenz, S., Yébenes, A., Estes, R., Martínez-Delclòs, X., Jiménez-Fuentes, E., Diéguez, C., Buscalioni, A. D., Barbadillo, L. J. y Via, L. (1988). An Early Cretaceous faunal and floral continental assemblage: Las Hoyas fossil-site (Cuenca, Spain). *Geobios.*, 21, 611-631.
- Whalley, P. E. S. y Jarzembowski, E. A. (1985). Fossil insects from the Lithographic limestone of Montsech (late Jurassic-early Cretaceous), Lérida Province, Spain. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.)*, 38, 381-412.
- Wighton, D. C. (1987). *Gomphaeschna obliqua* spec. nov., a new species of Gomphaeshninae from the Lower Cretaceous of Northeastern Brazil (Anisoptera, Aeshnidae). *Odonatologica*, 16, 311-314.
- Wighton, D. C. y Wilson, M. V. H. (1986). The Gomphaeschninae (Odonata: Aeshnidae): new fossil genus reconstructed phylogeny, and geographical history. *Syst. Ent.*, 11, 505-522.

Recibido el 5 de octubre de 1993
Aceptado el 30 de diciembre de 1993